ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 37, 3, 2003

УДК 576.895.421+591.434.1

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДНЕЙ КИШКИ САМОК КЛЕЩЕЙ РОДА IXODES (*ACARI: IXODIDAE*) ВО ВРЕМЯ И ПОСЛЕ ПИТАНИЯ

© Л. А. Григорьева

У самок 5 видов клещей рода *Ixodes* во время 7—10-дневного питания происходят глубокие циклические изменения в составе кишечного эпителия. У голодных особей кишечный эпителий представлен пищеварительными клетками предыдущей, нимфальной фазы, которые функционируют до 1.5—2 сут после присасывания, а затем отторгаются в полость кишки, и резервными клетками. Им на смену приходят секреторные клетки, которые заканчивают рост на 4—4.5-е сутки. Пищеварительные ферменты выделяются по голокриновому типу, с отторжением всей клетки целиком. Внутриклеточное пищеварение происходит в пищеварительных клетках 4 последовательных генераций. Секреторные и пищеварительные клетки образуют на своей поверхности перитрофический матрикс, наличие которого свидетельствует об их зрелости и функциональной активности. Перитрофический матрикс, вероятно, участвует во внутриклеточном пищеварении путем микропиноцитоза. Фагоцитоз у клещей исследованных видов не обнаружен. Полостное пищеварение обеспечивается ферментами отторгнутых секреторных и пищеварительных клеток, что проявляется гемолизом эритроцитов в зоне их контакта с клетками. Кишечные клетки каждой генерации функционируют в разных частях кишечника синхронно, с максимальной разницей в 12 ч.

Средний отдел кишечника, или средняя кишка, иксодовых клещей состоит из короткого трубковидного центрального отдела, или желудка, и 7 пар трубчатых дивертикулов, расположенных сверху над остальными внутренними органами. Несмотря на сложное морфологическое членение, все части средней кишки имеют сходное гистологическое строение. Стенки кишки построены из однослойного эпителия, клетки которого покоятся на тонкой базальной мембране, снаружи оплетенной сетью мышечных волокон. Кишечный эпителий представлен 3 типами клеток: резервными, пищеварительными и секреторными (Балашов, 1998). Основная роль в усвоении пищи принадлежит внутриклеточному пищеварению, и все процессы пищеварения (за исключением внекишечного) происходят исключительно в среднем отделе кишечника (Атлас.., 1979). Однако до сих пор не исследованы изменения клеточного состава кишечника на протяжении длительного периода питания клеща. Строение кишечных клеток и особенности внутриклеточного и полостного пищеварения были преимущественно исследованы у видов подсем. *Amblyomminae*: *Hyalomma asiaticum* (Атлас.., 1979), *Boophilus microplus* (Agbede, Kemp, 1985, 1987; Agyei e. a., 1992), *Dermacentor variabilis* (Tarnowski, Coons, 1989), а также у *Ixodes persulcatus* (Таежный клещ.., 1985) как представителя подсем. *Ixodinae*. В последние годы были выявлены новые детали строения кишечника иксодин. У клещей *Ixodes ricinus* и *I. scapularis* обнаружена структура, отделяющая клетки кишечника от его содержимого (Rudzinska e. a., 1982; Zhu e. a., 1991; Diehl e. a., 1996). Эта структура получила название перитрофической мембраны, а правильнее перитрофического матрикса (Jacobs-Lorena, Oo, 1996), по аналогии с подобной структурой у насекомых. Клещи подсем. *Amblyomminae* такой структуры не образуют.

При огромном эпизоотическом и эпидемическом значении клещей рода *Ixodes* как специфических переносчиков возбудителей клещевого энцефалита и клещевых боррелиозов возникает необходимость детального исследования изменений клеточного состава средней кишки на протяжении многодневного периода питания. Особого внимания заслуживают процессы отторжения и смены пластов кишечных клеток. Использование радиоавтографического метода в исследовании самок иксодин затрудняется многодневным периодом их питания на разных видах хозяев. В нашей работе мы попытались исследовать динамику процессов в кишечнике на основании морфофункциональных изменений кишечного эпителия и содержимого кишки за весь период питания и после отпадения клеща.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Самки клещей *Ixodes pacificus*, *I. pavlovsky*, *I. persulcatus*, *I. ricinus* и *I. scapularis* были получены из лабораторной культуры клещей лаборатории паразитологии Зоологического института РАН. Для гистологических исследований использовали голодных и питающихся самок через 9—12 ч после присасывания и каждые последующие сутки в течение всего периода питания. Изучали также самок через 3, 5, 10, 15, 20 и 33 сут после отпадения. Клещей вскрывали в фосфатном буфере (pH 7.4), желудок и пары дивертикулов, имеющие общие основания (1+2+3, 4+5, 6+7 пары), фиксировали в 9%-ном формалине и спирт-формалине, а затем исследовали отдельно. Материал заливали в парафин через метилбензоат-целлоидин. Срезы 5 мкм толщины окрашивали азур-эозином, азаном по Гейденгайну, гематоксилин-эозином, а также выявляли двухвалентное железо по образованию турнбулевой сини.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У самок изученных видов р. *Ixodes* во время их 7—10-дневного питания одновременно с поглощением пищи происходят глубокие циклические изменения в составе кишечного эпителия. В начале питания увеличение массы тела у питающихся особей незначительно, происходит в основном за счет потребления тканевого экссудата и гранулоцитов из очага воспаления. За первые 4—4.5 сут после начала питания масса тела клеща увеличивается в среднем в 10 раз, с 1.94 до 11.3 мг. Однако за этот период в кишечном пласте происходят значительные цитологические перестройки. У голодных особей кишечный эпителий представлен пищеварительными клетками предыдущей, нимфальной, фазы и резервными клетками (рис. 1, *1*; см. вкл.). У самок через 2.5—3 мес после выплода (накануне питания) пищеварительные клетки кубической формы, цитоплазма загружена гематином. Через 12—18 ч после присасывания клеща пищеварительные клетки начинают расти (рис. 1, *2*), в полость кишки поступает гомогенное, слабо эозинофильно окрашиваемое содержимое, а также появляются единичные гранулоциты из очага воспаления хозяина. Через 24—36 ч пищеварительные клетки приобретают столбчатую форму (рис. 1, *3*). В области их апикальной поверхности появляются и увеличиваются в количестве и размерах вакуоли. В полости кишки увеличивается количество воспалительного клеточного инфильтрата, а также появляются единичные эритроциты.

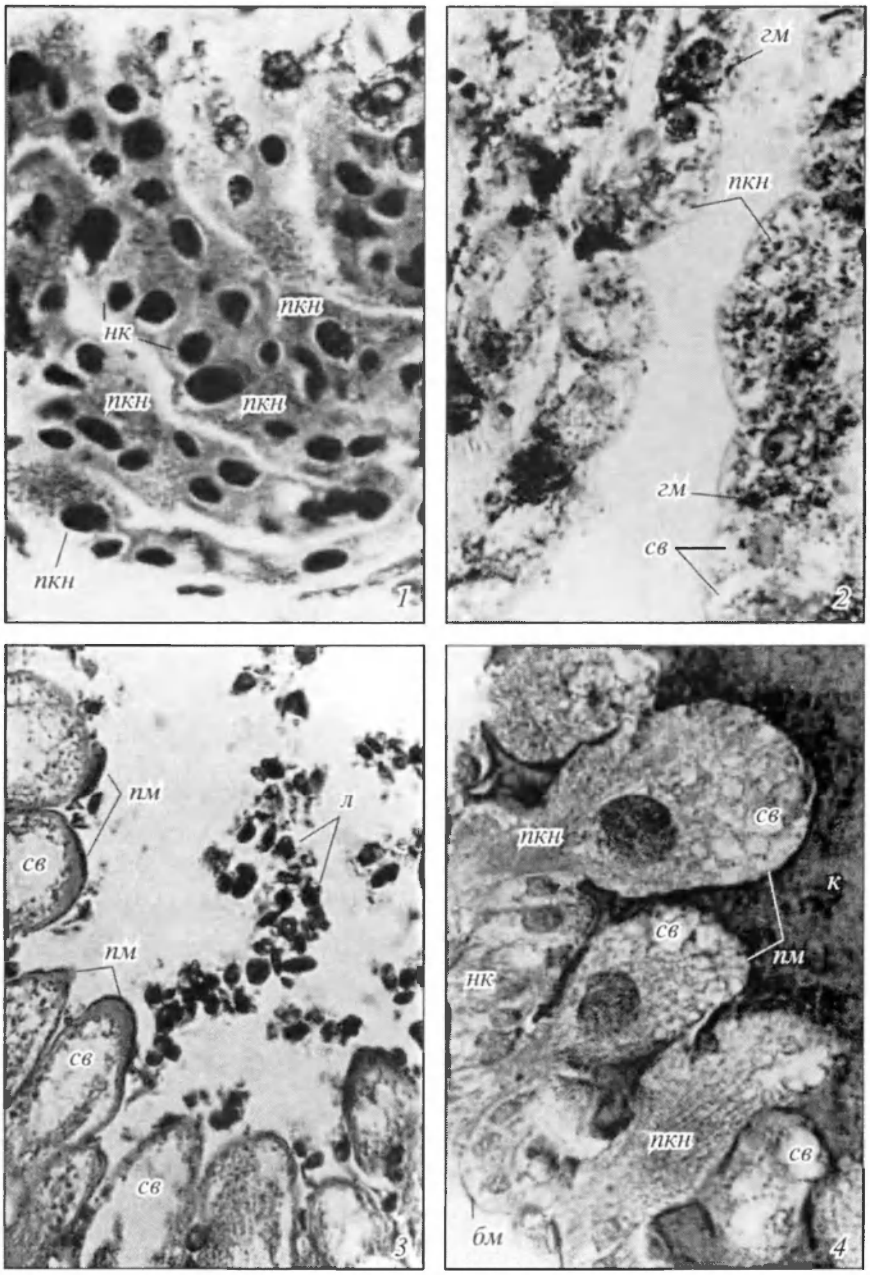


Рис. 1. Гистологические изменения кишечного эпителия у самок клещей рода *Ixodes* во время питания и после отпадения.

1 — кишечник голодной самки *I. persulcatus* (азур-эозин, × 1500); *2* — кишечный эпителий нимфальной фазы в кишечнике самки *I. pacificus* через 12—18 ч после присасывания (азур-эозин, × 945); *3* — кишечный эпителий нимфальной фазы в кишечнике самки *I. pacificus* через 24—36 ч после присасывания (азур-эозин, × 1500); *4* — кишечный эпителий нимфальной фазы в центральном отделе кишечника самки *I. ricinus* через 2—2.5 сут после присасывания (азан по Гейденгайну, × 945).

бм — базальная мембрана; *г* — кристаллы гуанина; *гм* — гематин; *к* — кровь; *л* — лейкоциты; *мк* — мышечные клетки; *нк* — недифференцированные клетки; *опк* — отторгнутые пищеварительные клетки; *оск* — отторгнутые секреторные клетки; *пв* — пищевые включения; *пк1*, *пк2*, *пк3*, *пк4* — пищеварительные клетки 1, 2, 3, 4 генераций; *пкн* — пищеварительные клетки нимфальной фазы; *пм* — перитрофический матрикс; *св* — секреторные вакуоли; *ск* — секреторные клетки.

Через 1.5—2 сут после присасывания большинство пищеварительных клеток начинает отторгаться в полость кишки, к этому времени они приобретают булавовидную форму, ядро располагается в расширенной апикальной части клетки, цитоплазма содержит кристаллы гематина и пищеварительные вакуоли. В желудке они функционируют до 2—2.5 сут после присасывания (рис. 1, *4*), а в дивертикулах задерживаются до 3 сут (рис. 1, *5*).

На смену этим клеткам приходят секреторные клетки. Через 24—36 ч после прикрепления клеща в местах локализации резервных клеток начинают появляться новые недифференцированные клетки, и на 3-и сутки они преобладают в пласте кишечных клеток. Эти клетки быстро растут, приобретая булавовидную форму, цитоплазма содержит многочисленные вакуоли и в ней отсутствует гематин (рис. 1, *6*, *7*).

В конце 4—4.5-й суток после присасывания клеща секреторные клетки выделяют пищеварительные ферменты по голокриновому типу, с отторжением всей клетки целиком в полость кишечника (рис. 1, *8*). В центральном отделе кишки отторжение секреторных клеток начинается уже в конце 3-х суток после прикрепления, а в дивертикулах эти процессы растягиваются еще на 1.5—2 сут. Через 2.5—3 сут после прикрепления клеща образуются новые «регенерационные гнезда» (рис. 1, *9*), а на 4—4.5-й сутки стенку кишки выстилают молодые кубической формы клетки (рис. 1, *10*), впоследствии дифференцирующиеся в пищеварительные клетки первой генерации.

На 4.5—6.5-й сутки масса тела увеличивается в среднем до 41.5 мг. В этот период происходит первое значительное растяжение кишки и поглощение большой порции крови. Молодые пищеварительные клетки уплощаются. От поступившей в полость кишки крови их отделяет зона отторгнутых и разрушенных секреторных клеток (рис. 1, *11*). На границе с этой зоной пищевой ком представлен гемолизированной кровью, а в толще содержит цельные эритроциты. В этот период пищеварительные клетки первой генерации принимают активное участие в переваривании поступившей пищи (рис. 1, *12*). Они увеличиваются в размерах, в цитоплазме накапливаются базофильные гранулы и гематин в виде желтовато-бурых преломляющихся кристаллов.

Пищеварительные клетки второй генерации (рис. 1, *13*) появляются на 5.5—6-е сутки и после отторжения клеток первой, функционируют до 8—8.5-й суток в центральном отделе кишки и до 9—10-х суток — в дивертикулах. На 8.5—10-е сутки после прикрепления клеща приходится потребление последней, наибольшей по массе порции крови. В этот период вес тела клеща увеличивается до 200—300 мг, а самок *I. persulcatus* — до 400—500 мг. В усвоении этой порции участвуют также пищеварительные клетки двух генераций, третьей и четвертой.

Пищеварительные клетки третьей генерации формируются под клетками второй — в «регенерационных гнездах» на 6.5—7-е сутки после прикрепления клеща. После отторжения пищеварительных клеток второй генерации они уплощаются, кишка растягивается и ее объем увеличивается при поступлении крови (рис. 1, *14*). Клетки третьей генерации функционируют в желудке до 3-х суток, а в дивертикулах — до 5—9-х суток после отпадения клеща (рис. 1, *15*). На 8.5—9-е сутки после прикрепления или на 1—2-е сутки после отпадения клеща под пищеварительными клетками третьей генерации формируются клетки четвертой генерации. Они функционируют (рис. 1, *16*) до конца жизни самки, не отторгаются, в них формируются резервы, необходимые для завершения оогенеза.

Внутриклеточное пищеварение происходит во всех пищеварительных клетках. Молодые пищеварительные клетки первой и третьей генераций уплощаются при растяжении кишки, в результате чего увеличивается ее объем. Пи-

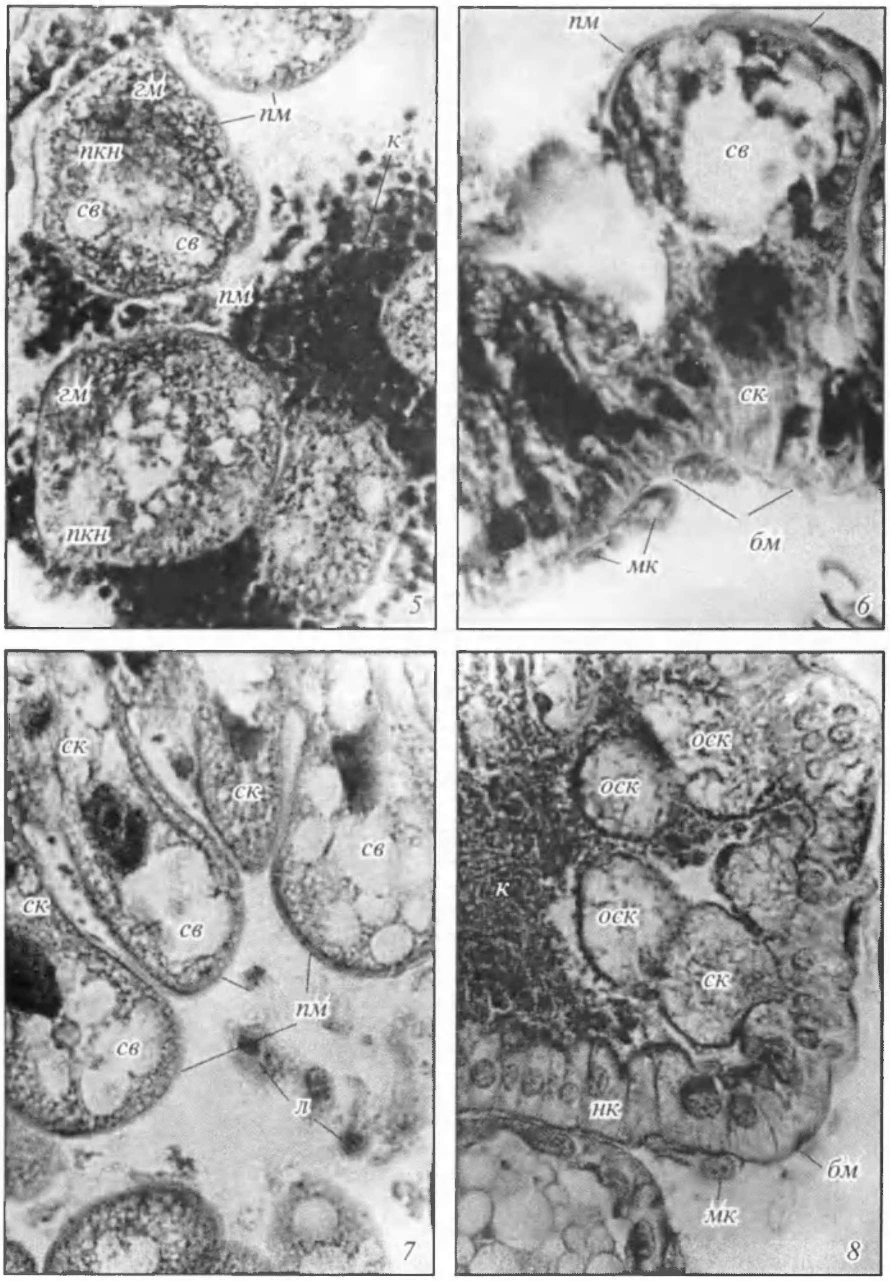


Рис. 1 (*продолжение*).

5 — кишечный эпителий нимфальной фазы в 4-й паре дивертикулов кишечника самки *I. ricinus* через 3 сут после присасывания (азур-эозин, × 945); *6* — секреторные клетки в центральном отделе кишечника самки *I. pacificus* на 3 сутки после присасывания (азур-эозин, × 945); *7* — секреторные клетки в кишечных дивертикулах 4-й пары самки *I. pacificus* на 4-е сутки после присасывания (реакция с образованием турнбулевой сини, × 945); *8* — центральный отдел кишечника самки *I. ricinus* через 4,5-ой сут после присасывания (реакция с образованием турнбулевой сини, × 945);

К стр. 171

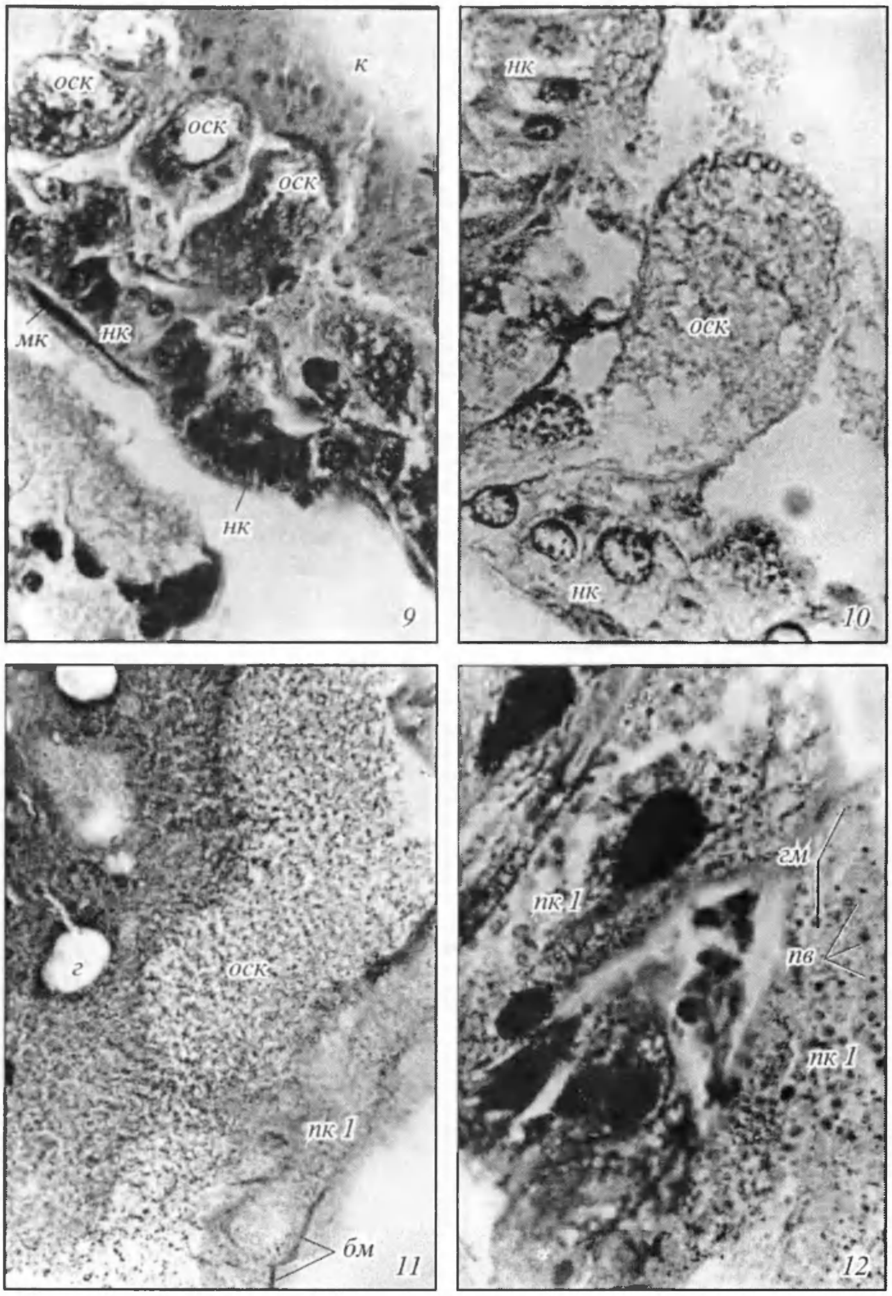


Рис. 1 (*продолжение*).

9 — «регенерационные гнезда» в центральном отделе кишечника самки *I. persulcatus* через 4.5 сут после присасывания (азур-эозин, × 600); *10* — молодые пищеварительные клетки первой генерации в центральном отделе кишечника самки *I. ricinus* через 4.5 сут после присасывания (реакция с образованием турнбулевой сини, × 945); *11* — центральный отдел кишечника самки *I. ricinus* через 5 сут после присасывания (азан по Гейденгайну, × 1500); *12* — пищеварительные клетки первой генерации в центральном отделе кишечника самки *I. ricinus* через 5.5 сут после присасывания (азан по Гейденгайну, × 1500);

К стр. 171

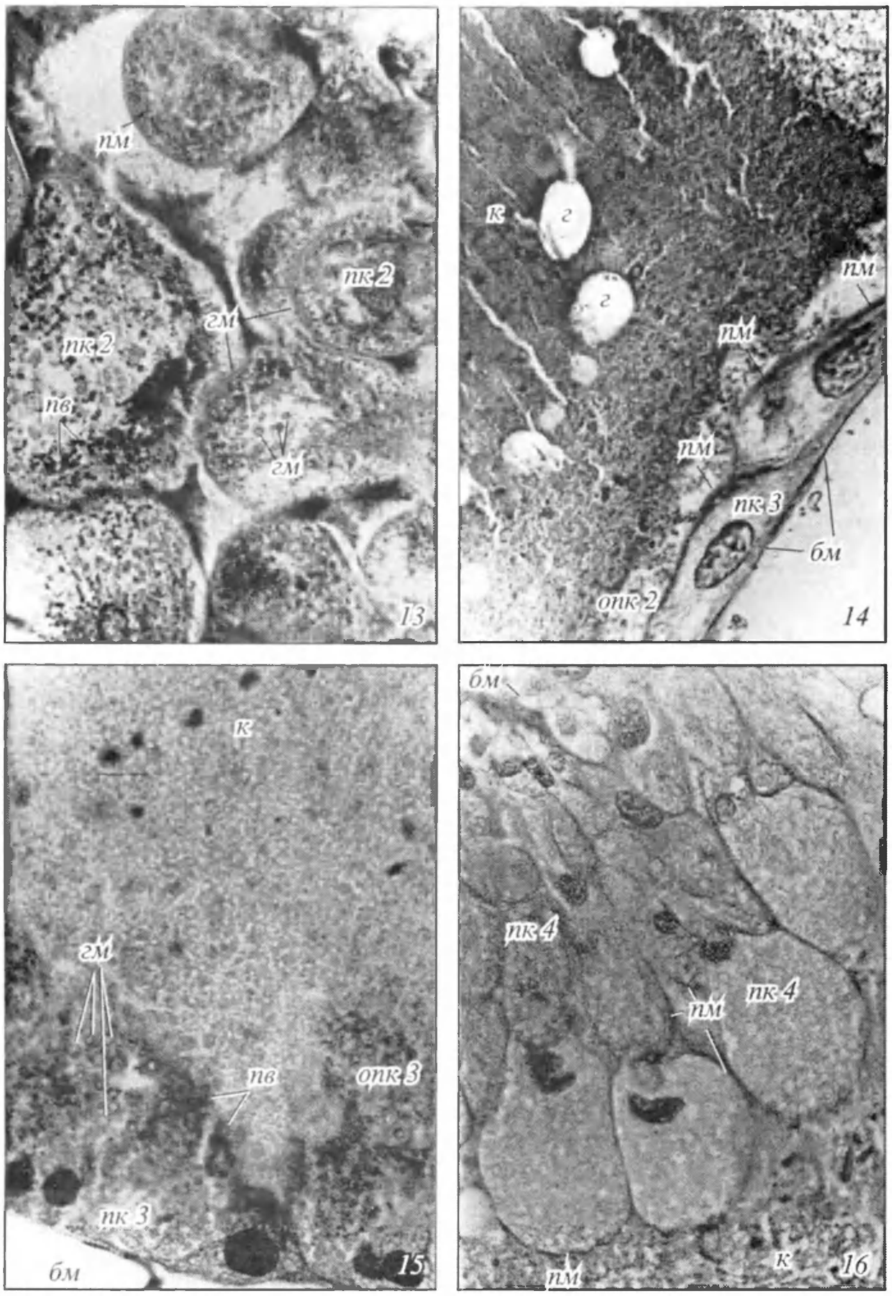
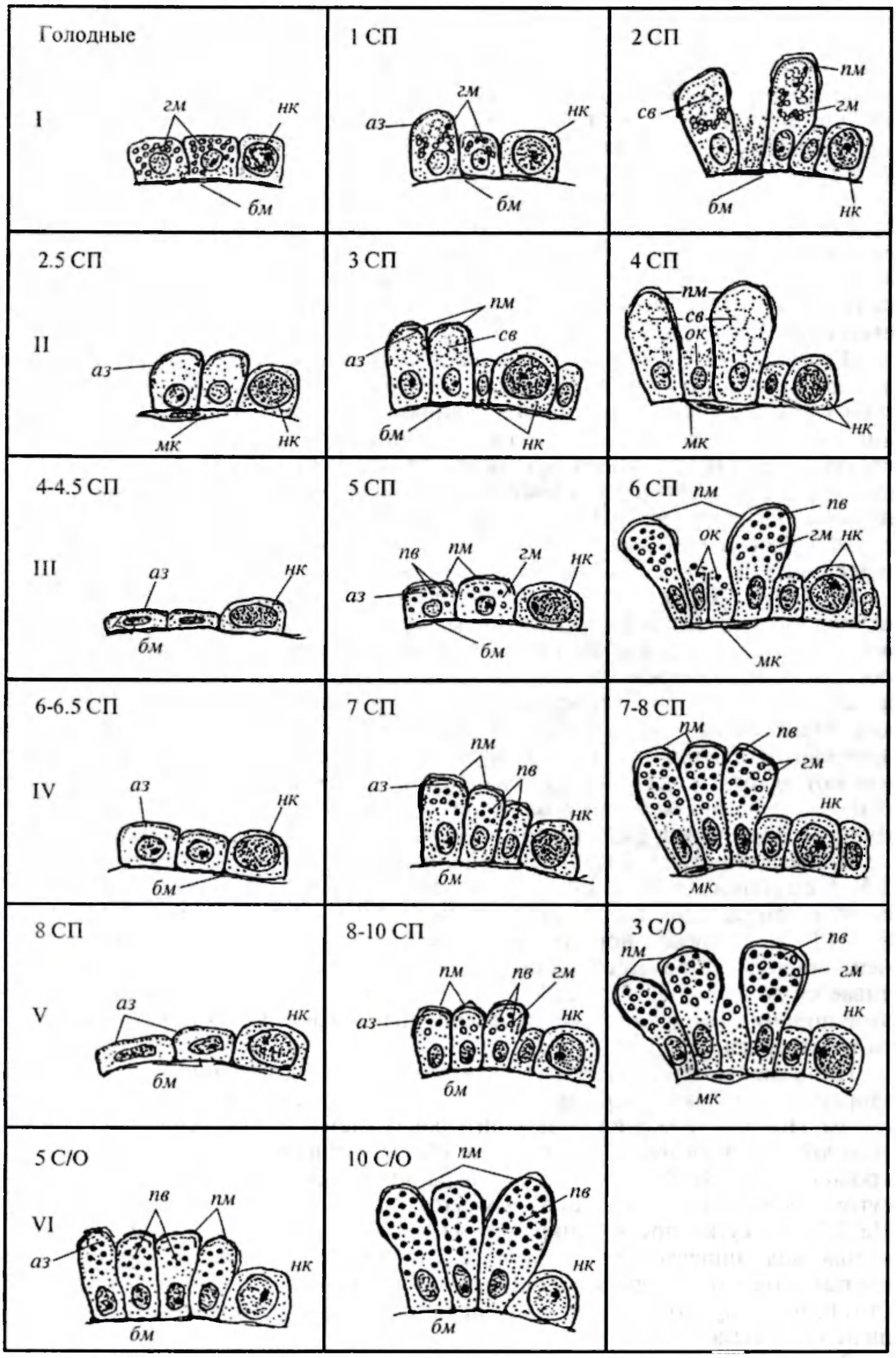


Рис. 1 (*продолжение*)

13 — пищеварительные клетки второй генерации в центральном отделе кишечника самки *I. ricinus* через 6 сут после присасывания (азур-эозин, ×945); *14* — пищеварительные клетки третьей генерации в центральном отделе кишечника самки *I. ricinus* через 6.5—7 сут после присасывания (азан по Гейденгайну, × 1500); *15* — пищеварительные клетки третьей генерации в центральном отделе кишечника самки *I. persulcatus* через 5 сут после отпадения (азур-эозин, ×945); *16* — пищеварительные клетки четвертой генерации в центральном отделе кишечника самки *I. persulcatus* через 10 сут после отпадения (азур-эозин, × 945).

Fig. 1. Histological chandes in midgut epithelium of tick females of the genus *Ixodes* during feeding and after detachment.


Голодные
I
гм
нк
бм
1 СП
гм
аз
нк
бм
2 СП
пм
св
гм
бм
нк
2.5 СП
II
аз
мк
нк
3 СП
пм
св
аз
бм
нк
4 СП
пм
св
ок
мк
нк
4-4.5 СП
III
аз
нк
бм
5 СП
пв
пм
гм
нк
аз
бм
6 СП
пм
пв
ок
гм
нк
мк
6-6.5 СП
IV
аз
нк
бм
7 СП
пм
пв
аз
нк
бм
7-8 СП
пм
пв
гм
нк
мк
8 СП
V
аз
нк
бм
8-10 СП
пм
пв
гм
аз
нк
бм
3 С/О
пм
пв
гм
нк
мк
5 С/О
VI
пв
пм
аз
нк
бм
10 С/О
пм
пв
нк
бм

щеварительные клетки второй и четвертой генераций переваривают поступившую кровь, увеличиваются в размерах, заполняя всю полость кишки.

Пищеварительные клетки нимфальной фазы, секреторные клетки и пищеварительные клетки четырех генераций у самок образуют перитрофический матрикс. Наличие матрикса свидетельствует о зрелости и функциональной активности клеток. Отложение вещества перитрофического матрикса наблюдается на апикальной поверхности клеток, граничащей с содержимым кишки. У молодых недифференцированных клеток он не идентифицируется. Азурофильная зернистость вблизи апикальной поверхности у молодых дифференцированных клеток предшествует отложению азурофильного вещества перитрофического матрикса. Непродолжительный период времени можно одновременно наблюдать зернистость и тонкий слой матрикса. У зрелых функционирующих клеток матрикс представляет собой плотно прилегающий к поверхности каждой клетки слой, а у старых — толстый, разбухший. Иногда можно наблюдать его отслаивание. Некоторые исследователи (Diehl e. a., 1996) по результатам электронно-микроскопических наблюдений предполагали, что в образовании перитрофического матрикса участвуют микроворсинки клеток. Перитрофический матрикс, вероятно, участвует во внутриклеточном пищеварении с помощью микропиноцитоза у всех пищеварительных клеток. Он также может выполнять защитную функцию, предохраняя поверхности молодых клеток кишечного пласта от действия протеолитических ферментов, выделенных секреторными клетками на 2.5—4-е сутки. Вещество перитрофического матрикса не является единым слоем, функционирующим на протяжении всего питания клеща. Оно образуется всеми клетками каждой генерации заново и функционирует на поверхности клеток. По мере старения клеток матрикс утолщается, как бы разбухая, и отторгается вместе с этими же клетками в просвет кишки. Таким образом, каждая новая генерация кишечных клеток формирует свой перитрофический матрикс.

Следует обратить внимание на тот факт, что описанные для насекомых перитрофический матрикс и полостное пищеварение не аналогичны тем, что имеются у иксодоидных клещей. У клещей пищеварение смешанного типа, причем, основная роль в усвоении пищи принадлежит внутриклеточному пищеварению. Перитрофический матрикс не является перманентным образованием, он образуется и функционирует до тех пор пока функционируют клетки каждой генерации. В связи с этим и функциональное назначение матрикса клещей, вероятно, отличается от перитрофической мембраны насекомых. Последняя образуется однократно специализированными клетками кардиального отдела желудка или всеми клетками кишки и функционирует непродолжительное время. Кроме того, четко выраженная фибриллярная структура мембраны насекомых, позволяющая извлекать ее из кишечника как мешковидное образование, также показывает ее отличие от матрикса иксодоидных клещей. У иксодин матрикс морфологически и функционально связан с определенной генерацией клеток. Подробнее этот вопрос мы намереваемся рассмотреть в отдельной работе.

Рис. 2. Схема изменений кишечного эпителия самок клещей рода *Ixodes* во время питания и после отпадения.

I.— пищеварительные клетки нимфальной фазы; *II* — секреторные клетки; *III* — пищеварительные клетки 1-й генерации; *IV* — пищеварительные клетки 2-й генерации; *V* — пищеварительные клетки 3-й генерации; *VI* — пищеварительные клетки 4-й генерации; *аз* — азурофильная зернистость; *бм* — базальная мембрана; *гм* — гематин; *мк* — мышечные клетки; *нк* — недифференцированные клетки; *ок* — отторгнутые клетки; *пв* — пищевые включения; *пм* — перитрофический матрикс; *св* — секреторные вакуоли.

Fig. 2. The diagram of changes in midgut epithelium of tick females of the genus *Ixodes* during feeding and after detachment.

Внутриклеточное пищеварение у самок иксодоидных клещей происходит в пищеварительных клетках 4 последовательных генераций. Следует отметить, что пищеварительные клетки всех генераций принадлежат одному типу, в них происходит внутриклеточное переваривание гемоглобина. Фагоцитоз лейкоцитов у исследованных видов иксодин не обнаружен. При внутриклеточном переваривании гемоглобина, который служит главной частью пищи, в основном усвоению подвергается белковая часть молекулы — глобин. Гем лишь в незначительном количестве усваивается организмом, большая часть его остается в виде гематина, который является главным компонентом остаточных тел (Атлас.., 1979). Отложения гематина в клетках позволяют четко отличать пищеварительные клетки от секреторных при световой микроскопии.

Кишечный эпителий функционирует послойно, так что фактически каждому новому слою соответствует новая генерация клеток (рис. 2). Каждый слой состоит из клеток, сходных по строению и функции, одного возраста, о чем свидетельствует сходство формы клеток, количества включений и вакуолей. За период функционирования каждого слоя клетки изменяют форму от кубической к столбчатой и булавовидной, накапливают продукты обмена (гематин) или секреторные вакуоли, а затем отторгаются в полость кишки. Смене генераций предшествует увеличение количества недифференцированных клеток в местах расположения регенерационных клеток. В такие промежуточные периоды над клетками новой генерации располагаются булавовидные по форме клетки предыдущей. Кишечные клетки каждой генерации функционируют в желудке и дивертикулах синхронно. Следует отметить, что в апикальных концах дивертикулов, по сравнению с центральным отделом кишки, смена клеточных генерации может задерживаться не более чем на 12—24 ч.

Для иксодид принято выделять три стадии, или фазы питания, на основании увеличения показателей массы тела клеща (Балашов, 1967, 1998; Akov, 1982; Sonenshine, 1991). Первая — подготовительная — занимает 24—36 ч после прикрепления клеща и характеризуется низкой активностью протеолитических ферментов (Akov, 1982). По нашим данным, в этот период в полость кишки поступает тканевая жидкость и единичные гранулоциты хозяина. В большей степени проявляют синтетическую активность слюнные железы, альвеолы III типа начинают выделять секреты уже через 12—18 ч после прикрепления клеща. Вторая — стадия роста — наиболее продолжительная фаза занимает период со 2-х по 7-е сутки питания, за это время происходят значительные увеличения размеров покровов, кишечника, слюнных желез, половой и выделительной системы питающегося клеща. Наибольшее увеличение протеолитической активности в кишечнике иксодид отмечают на 3-и сутки питания (Akov, 1982). Именно в этот период зрелые секреторные клетки, практически полностью формирующие кишечный пласт, выделяют секреты по голокриновому типу, что соответствует процессу полостного пищеварения. В дальнейшем протеолитическая активность в полости кишки снижается до 10 % от отмеченного на 3-и сутки пика активности. В этот период, по нашим данным, функционируют пищеварительные клетки и преобладают процессы внутриклеточного пищеварения. Поддержание протеолитической активности в полости кишки, по нашему мнению, обеспечивается отторжением и разрушением в ней старых пищеварительных клеток. Это хорошо выявляется гемолизом эритроцитов с реакцией на железо по образованию турнбулевой сини в зоне контакта разрушенных клеток с содержимым кишки. Последняя стадия характеризуется быстрым питанием, в результате которого клещ достигает окончательной массы за 12—24 ч до отпадения. Таким образом, в кишечнике самок сменяются пять генераций клеток: одна секреторная и четыре пищеварительные (рис. 3). В течение всего периода питания клеща его кишечный

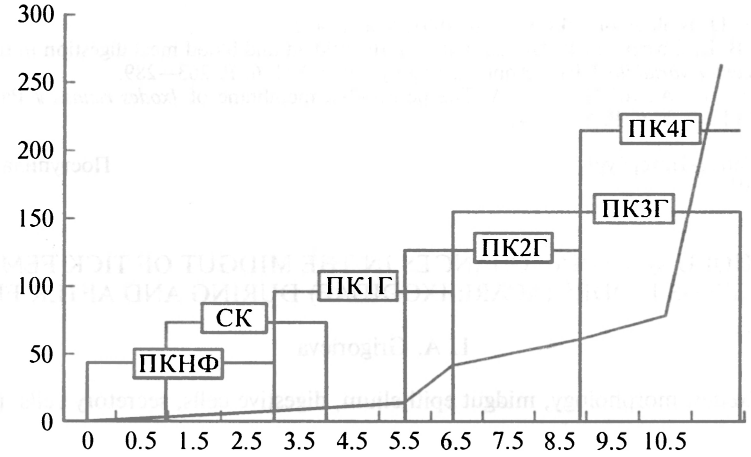


Рис. 3. Изменение массы тела (мг) и смена генераций кишечных клеток у самок клещей рода *Ixodes* во время питания.

По оси абсцисс — время питания (сут); по оси ординат — масса (мг). *ПК1Г* — пищеварительные клетки 1-й генерации, *ПК2Г* — пищеварительные клетки 2-й генерации, *ПК3Г* — пищеварительные клетки 3-й генерации, *ПК4Г* — пищеварительные клетки 4-й генерации, *ПКНФ* — пищеварительные клетки нимфальной фазы, *СК* — секреторные клетки.

Fig. 3. Change the weight of body (mg) and change the generations of midgut cells in tick females of the genus *Ixodes* during feeding.

эпителий динамично обновляется, претерпевая цикличные изменения, проявляющиеся в функционировании пяти генераций клеток имагинальной фазы. Причем эти процессы не разобщены во времени, как у аргасовых клещей, а происходят практически одновременно.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Инициативный грант № 02-04-48666 и грант «Школа Е. Н. Павловского» № 00-15-97742).

Список литературы

Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Ред. Ю. С. Балашов. Л., 1979. 256 с.

Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (*Ixodoidea*) — переносчики болезней человека и животных. Л., 1967. 320 с.

Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб., 1998. 287 с.

Таежный клещ *Ixodes persulcatus Schulze* (*Acarina*, *Ixodidae*): Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Ред. Н. А.Филиппова. Л., 1985. 416 с.

Agbede R. I. S., Kemp D. H. Digestion in the cattle tick *Boophilus microplus*. Light microscope study of the gut cells in nymphs and females // Intern. J. Parasitol. 1985. Vol. 15, N 2. P. 147—157.

Agbede R. I. S., Kemp D. H. Boophilus microplus: The structure of the gut basophilic cell in relation to water and ion transport // Exp. Appl. Acarology. 1987. Vol. 3, N 3. P. 233—242.

Agyei A. D., Runham N. N., Blackstock N. Histochemical changes in the midgut of two ixodid species *Boophilus microplus* and *Rhipicephalus appendiculatus* during digestion of the bloodmeal // Exp. Appl. Acarology. 1992. Vol. 13, N 3. P. 187—212.

Akov S. Blood digestion in ticks // Physiology of ticks. Ed. F. D. Obenchain, R. Galun. Oxford etc., 1982. P.197—211.

Diehl P. A., Gern L., Vlimant M. The ultrastructure of the gut and the peritrophic membrane in females of the tick *Ixodes ricinus* // XX Intern. Congress of Entomology. Firenze, Italy, August 25—31. 1996. Proceeding. P. 136.

Jacobs-Lorena M., Oo M. M. The Peritrophic Matrix of Insects // The Biology of Disease Vectors. Ed. B. Beaty, W. C. Marquardt. University Press of Colorado. 1996. P. 318—332.

Rudzinska M. A., Spielman A., Lewengrub S., Piesman J., Karakashian S. Penetration of the peritrophic membrane of the tick by *Babesia microti* // Cell Tissue Res. 1982. Vol. 221. P. 471—481.

Sonenshine D. Biology of ticks. Oxford. 1991. Vol. 1. 472 p.

Tarnowski B. I., Coons L. B. Ultrastructure of the midgut and blood meal digestion in the adult tick *Dermacentor variabilis* // Exp. Appl. Acarology. 1989. Vol. 6. P. 263—289.

Zhu Z., Gern L., Aeschlimann A. The peritrophic membrane of *Ixodes ricinus* // Parasitol. Res. 1991. Vol. 77, N 6. P. 635—641.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург,
199064

Поступила 25.12.2002

MORPHOFUNCTIONAL CHANGES IN THE MIDGUT OF TICK FEMALES OF THE GENUS IXODES (ACARI: IXODIDAE) DURING AND AFTER FEEDING

L. A. Grigorieva

Key words: *Ixodes*, morphology, midgut epithelium, digestive cells, secretory cells, peritrophic matrix.

SUMMARY

Cyclic changes of the midgut epithelium were observed in females of 5 ticks species of the genus *Ixodes* during 7—10 days of feeding. The midgut epithelium of unfed females is represented by the digestive cells of nymphal phase and stem cells. The digestive cells of nymphal phase are functional during 1.5—2 days after attachment of the tick, and then, after the tearing away they go into the gut lumen. The secretory cells substitute the digestive cells of nymphal phase and finish their growth during the 4—4.5 days. Secretion of digestive enzymes is performed by the holocrine type with tearing away a whole cell. Intracellular digestion takes place in the digestive cells of four consequent generations. The secretory and digestive cells form a peritrophic matrix on their surface. The presence of peritrophic matrix gives an evidence the maturity and functional activity of the secretory and digestive cells. We suggest, that the peritrophic matrix takes part in intracellular digestion, namely in the process of micropinocytosis. The phagocytosis was not found in the ticks investigated. Digestion in the midgut lumen is performed by enzymes of the ruptured secretory and digestive cells, that is proved by the haemolysis of erythrocytes in the zone of their contact with these cells. The digestive cells of each generation functioned almost synchronously, with largest difference in starting about 12 hours.